

CAPÍTULO 11

ESTRATEGIAS DEFENSIVAS DE LAS LAGARTIJAS (JULIO 2003)

José Martín y Pilar López

La depredación se considera como la mayor fuerza selectiva para que evolucionen algunas características del comportamiento animal. La razón de esta importancia radica en que cualquier fallo al evitar a un depredador puede saldarse con la muerte del individuo, lo que anula sus posibilidades de reproducción futura. Sin embargo, la selección natural favorece las adaptaciones que permiten a los individuos minimizar el riesgo de morir y atender otras demandas de forma simultánea y satisfactoria (1). Los animales deben resolver este conflicto con flexibilidad, han de adoptar en cada momento la mejor decisión de comportamiento, basándose tanto en su estima del nivel de riesgo de depredación como en los costes y beneficios asociados a las distintas opciones.

¿CUÁNDO ESCAPAR DE UN DEPREDADOR?

Cuando un animal se encuentra con un depredador, debe decidir si escapar o no, y cuándo hacerlo. Pero, ¿qué podría impulsarle a no huir de un depredador? La respuesta es simple, no todos los encuentros con un depredador, o sus diferentes momentos, son igual de peligrosos. Además, los depredadores no atacan a todas las presas que encuentran. Una huida precipitada podría ser innecesaria y costosa. Así pues, se ha propuesto que la decisión de cuándo escapar debe ser optimizada (2, 3), ya que a sus beneficios obvios se contraponen unos costes que han de minimizarse. Por ejemplo, gastos de energía o pérdida de oportunidades, puesto que los animales tienen que interrumpir lo que están haciendo –alimentarse, termorregular, defender un territorio– para huir.

La respuesta de escape se mide experimentalmente como la distancia a la que un observador humano, simulando a un depredador (algo que los animales asumen fácilmente), puede aproximarse a la presa antes de que ésta inicie la huida: es lo que se denomina distancia de huida o de aproximación). La decisión de escapar depende del balance entre los costes y los beneficios de huir. La presa debería huir cuando el coste de huida fuese menor que el de no hacerlo. De manera que hay una distancia óptima de huida en cada situación. Si aumenta el riesgo de ser capturado, se incrementa también la distancia de huida, es decir, la presa debe huir antes. Por el contrario, si se incrementan los costes de huida, la distancia disminuye, es decir, la presa debe huir más tarde.

Estas ideas las hemos comprobado sobre el terreno mediante experimentos con varias especies de lagartijas en la Sierra de Guadarrama (Madrid). Por un lado, la estructura

del hábitat puede influir en la probabilidad de ser capturado, es decir, quizás incrementa los costes de permanecer sin huir. En la lagartija colilarga (*Psammodromus algirus*), por ejemplo, las variaciones en la cobertura de la vegetación influyen a la hora de seleccionar los microhábitats más seguros (4), y, también, en las decisiones de escape (5, 6). Tales decisiones parecen estar basadas en la conspicuidad relativa de los individuos y en la seguridad del refugio, de tal forma que las lagartijas huyen antes en microhábitats donde son más visibles o cuando van a esconderse en refugios menos seguros.

Otra predicción del modelo es que los costes de la huida hacen que la distancia de huida disminuya. Para los reptiles es esencial mantener una temperatura corporal óptima para maximizar la eficiencia de sus procesos fisiológicos y comportamientos tan importantes como la velocidad de carrera. Sin embargo, cuando una lagartija huye renuncia a termorregular. Así pues, la decisión de huir puede estar determinada por la temperatura corporal y por la temperatura del refugio (7).

Otro coste de la huida es la pérdida de oportunidades durante la reproducción. En muchas especies de lagartijas, los machos custodian a las hembras para asegurarse su acceso exclusivo y evitar que copulen con otros machos. En tal caso, la huida puede suponer el abandono del territorio o la pérdida de la hembra, por lo que la distancia de aproximación de los machos de lagartija colilarga que están custodiando hembras es menor que la de los machos solitarios (8).

Sin embargo, la distancia de huida puede depender de lo efectivo de otras defensas alternativas. Muchas especies de lagartijas escapan corriendo en cuanto detectan al



Foto 1. Macho de lagartija serrana vigilando ante la posible aparición de depredadores mientras se calienta al sol.

predador, mientras que otras confían en su capacidad de camuflaje y permiten una aproximación mayor. Esto último podría considerarse un retraso intencionado en la decisión de escapar. Por ejemplo, en un experimento con camaleones (*Chamaeleo chamaeleon*), comprobamos que, a pesar de su coloración críptica, un depredador tarda más en detectarlo cuando se está quieto en una rama de un arbusto más denso. Es decir, su coloración críptica no es igual de efectiva en todos los microhábitats y por eso los camaleones huyen antes en sitios donde son más visibles (9).

¿CUÁNDO SALIR DEL REFUGIO?

Las presas frecuentemente responden a la presencia de un depredador huyendo a un refugio. El problema es que los refugios más seguros suelen ser pobres en otros recursos como alimento y parejas. Además, si el refugio tiene condiciones desfavorables –por ejemplo, temperaturas bajas– puede haber costes fisiológicos asociados como la hipotermia. Se podría esperar que la decisión óptima de cuándo salir del refugio tras el ataque de un depredador dependa del beneficio de que el riesgo disminuye a medida que pasa el tiempo escondido, pero también cuentan los costes de la pérdida de tiempo y oportunidades para realizar otras actividades y las condiciones desfavorables del refugio (10).

En este caso, recurrimos a la lagartija serrana (*Lacerta monticola*) para comprobar si los requerimientos de alimentarse o reproducirse y escapar entran en conflicto, y si pueden resolverlo modificando el tiempo que pasan en un refugio después del ataque de un depredador (11, 12). Comprobamos experimentalmente que las fluctuaciones en la disponibilidad de alimento y en las necesidades nutritivas de las lagartijas influyen efectivamente en el uso de los refugios, de manera que cuando una lagartija ha detectado alimento antes de esconderse, o está más hambrienta, pasa menos tiempo escondida (11). Igualmente, la presencia de una hembra en las cercanías induce a los machos a salir antes del refugio después de haber sido atacados (12).

Sin embargo, los costes fisiológicos pueden ser más importantes para las lagartijas. Si una lagartija huye a un refugio donde las condiciones de temperatura son desfavorables –por ejemplo, la grieta de una roca– su temperatura corporal disminuye por debajo del valor óptimo en poco tiempo. Esto es importante ya que pasar mucho tiempo en refugios con temperaturas desfavorables afecta negativamente a su condición corporal (13).

Propusimos un modelo que predice cómo debería variar el uso de refugios en función del nivel de riesgo de depredación y de la temperatura, tanto del propio individuo como del refugio (14, 15). Estudios experimentales demostraron que la lagartija serrana responde a la repetición de ataques con un incremento progresivo del tiempo que pasa en los refugios (16, 17), pero la diferencia entre la temperatura en el exterior y dentro del refugio determinó la duración de cada estancia en el refugio (14). Así, cuando ambas temperaturas son similares (y por lo tanto, los costes son bajos), pasan más tiempo en el refugio y las estancias sucesivas aumentan a una tasa mayor. Por el contrario, cuando la temperatura del refugio es baja (y los costes altos), pasan menos tiempo en el interior del refugio y las estancias aumentan a una tasa menor. En resumen, las lagartijas son capaces de optimizar sus estrategias comportamentales defensivas para hacer frente a los depredadores sin incurrir en costes excesivos.



Foto 2. José Martín evaluando los costes del uso de refugios.



Foto 3. Pilar López vigilando la presencia de depredadores al tiempo que atiende a los requerimientos de termorregulación.

AUTORES

José Martín y Pilar López son investigadores del Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) adscritos al Departamento de Ecología Evolutiva del Museo Nacional de Ciencias Naturales. En los últimos años han estudiado la optimización y conflictos de la respuesta antidepredadora en reptiles. Además estudian la evolución y el papel de las señales visuales y químicas en procesos de selección sexual y especiación en lagartijas. Por otra parte, están interesados en los efectos del grado de conservación de los ecosistemas sobre el “estado de salud fisiológico” de las poblaciones de reptiles.

Dirección de contacto: Departamento de Ecología Evolutiva • Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC) • José Gutiérrez Abascal 2 • 28006 Madrid • Correo electrónico: mcnpl34@mncn.csic.es y jose.martin@mncn.csic.es.

BIBLIOGRAFÍA

1. **Lima, S.L. y Dill, L.M. (1990).** Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 619-640.
2. **Ydenberg, R.C. y Dill, L.M. (1986).** The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behavior*, 16: 229-249.
3. **Cooper, W.E. y Frederick, W.G. (2007).** Optimal flight initiation distance. *Journal of Theoretical Biology*, 244: 59-67.
4. **Martín, J. y López, P. (1998).** Shifts in microhabitat use by the lizard *Psammodromus algirus*: responses to seasonal changes in vegetation structure. *Copeia*, 1998: 780-786.
5. **Martín, J. y López, P. (1995).** Influence of habitat structure on escape tactics of the lizard *Psammodromus algirus*. *Canadian Journal of Zoology*, 73: 129-132.
6. **Martín, J. y López, P. (2000).** Fleeing to unsafe refuges: effects of conspicuousness and refuge safety on the escape decisions of the lizard *Psammodromus algirus*. *Canadian Journal of Zoology*, 78: 265-270.
7. **Martín, J. y López, P. (2000).** Costs of refuge use affect escape decisions of iberian-rock lizards, *Lacerta monticola*. *Ethology*, 106: 483-492.
8. **Martín, J. y López, P. (1999).** Nuptial coloration and mate guarding affect escape decisions of male lizards, *Psammodromus algirus*. *Ethology*, 105: 439-447.
9. **Cuadrado, M.; Martín, J. y López, P. (2001).** Camouflage and escape decisions in the common chameleon *Chamaeleo chamaeleon*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72: 547-554.
10. **Cooper, W.E. y Frederick, W.G. (2007).** Optimal time to emerge from refuge. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91: 375-382.
11. **Martín, J.; López, P. y Cooper, W.E. (2003).** When to come out from a refuge: balancing predation risk and foraging opportunities in an alpine lizard. *Ethology*, 109: 77-87.
12. **Martín, J.; López, P. y Cooper, W.E. (2003).** Loss of mating opportunities influences refuge use in the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54: 505-510.
13. **Martín, J. y López, P. (1999).** An experimental test of the costs of antipredatory refuge use in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Oikos*, 84: 499-505.

14. **Martín, J. y López, P. (1999).** When to come out from a refuge: risk-sensitive and state-dependent decisions in an alpine lizard. *Behavioral Ecology*, 10: 487-492.
15. **Polo, V.; López, P. y Martín, J. (2005).** Balancing the thermal costs and benefits of refuge use to cope with persistent attacks from predators: a model and an experiment with an alpine lizard. *Evolutionary Ecology Research*, 7: 23-35.
16. **Martín, J. y López, P. (2001).** Repeated predatory attacks and multiple decisions to come out from a refuge in an alpine lizard. *Behavioral Ecology*, 12: 386-389.
17. **Martín, J. y López, P. (2004).** Iberian rock lizards (*Lacerta monticola*) assess short-term changes in predation risk level when deciding refuge use. *Journal of Comparative Psychology*, 118: 280-286.